甜荞 pin 型花与 thrum 型花雌雄蕊发育的比较研究[1,2]

王旋，陈艳，刘志雄*
（长江大学 园艺园林学院，湖北荆州 434025）

摘要：为从形态上弄清甜荞（*Fagopyrum esculentum*）二型花发育的差异性，该文运用石蜡切片技术对甜荞 pin 型花和 thrum 型花大、小孢子发生和雌、雄配子体的发育过程进行观察比较。结果表明：甜荞 2 种花雌、雄蕊发育的细胞学特征有很高的相似性，其直生胚珠、双珠被、厚珠心；大孢子四分体直线型排列，合点端为功能大孢子，蓼型胚囊。其花药 4 室，花粉囊壁由表皮、药室内壁、一层中层和一层绒毡层组成，其中绒毡层发育为腺质型，小孢子母细胞减数分裂过程中的胞质分裂为同时型，小孢子四分体常为四面体型，但 thrum 型花花粉囊中偶见十字交叉型小孢子四分体；成熟花粉粒多数为 2 细胞型，少数为 3 细胞型。从 2 种花雌、雄蕊的发育的进度来看，与 pin 型花相比，thrum 型花小孢子发育相对较慢，雄配子体发育较快，但开花时，两者雌、雄蕊均发育成熟。综合甜荞两种花生殖发育的过程来看，其有许多相对原始的胚胎学特征，但也出现一些如直生胚珠、3 细胞型花粉等相对进化的性状。该研究完善了甜荞二型花生殖发育的形态细胞学资料的同时，为理解石竹目中物种间的亲缘关系提供了胚胎学证据。

关键词：甜荞，pin 型花，thrum 型花，大、小孢子发生，雌、雄配子体发育
中图分类号：S517

Development of stamens and carpels on pin flower and thrum flower of common buckwheat

WANG Xuan, CHEN Yan, LIU Zhixiong*
（*College of Horticulture and Gardening*, *Yangtze University*, Jingzhou 434025, Hubei, China）

Abstract: In order to reveal the morphological differences between pin and thrum flower development of Common buckwheat. The mega- and microsporogenesis and development of female and male gametophytes in pin and thrum flower of *Fagopyrum esculentum* were investigated by using the paraffin section method. The results were as follows: The cytological characteristics of pistil and stamen development of pin and thrum flowers show highly similar. Both type flowers have orthotropous ovule, inner and outer integument, and thickly nucellus. Moreover, the megaspore mother cells undergo meiosis divides into linear type tetrads, and the one in the chalazal end is functional, which suggested that their development of embryo sac belongs to Polygonum type. The anther has four chambers and the anther wall is composed of epidermis, endothecium, one layer of middle layer and glandular tapetum. In addition, meiosis of microspore mother cell is followed by simultaneous cytokinesis and results in common tetrahedral tetrads. Furthermore, most of tetrads are tetrahedral, but a small number of decussate

---

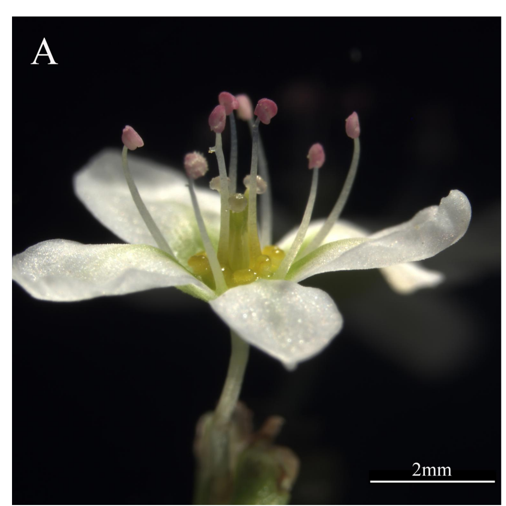
收稿日期：2020-12-29
基金项目：国家自然科学基金项目（31771867；31571736）[supported by National Natural Science Foundation of China (No.31771867；31571736)]。
作者简介：王旋(1994 -)，硕士研究生,，从事作物种质资源创新与利用研究，(E-mail) 2807467116@qq.com。
*通讯作者：刘志雄，博士，教授，主要从事植物发育遗传与种质创新研究，（E-mail）zxliu77@yahoo.com。

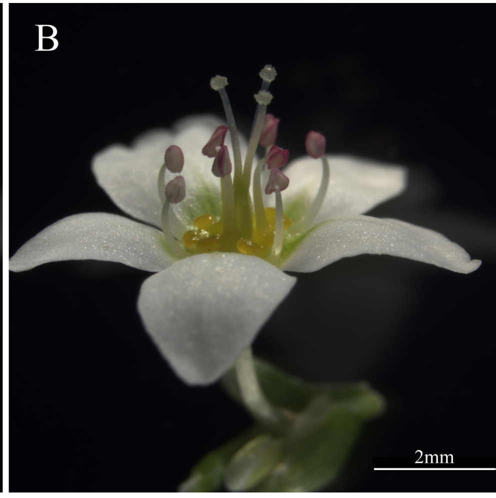
tetrads are also observed in thrum flower. Most of mature pollen grains are 2-cell type, and 3-cell type pollen grains are also observed in pin and thrum flower. Comparing the pistil and stamen developmental progress between the pin and thrum flower, the development of microspores in thrum flower was more slowly than that of the pin flower, but the male gametophytes in thrum flower grew faster. However, mature embryo sac and pollen grains were observed when pin and thrum flower open. According to the reproduction development process of two type flowers, many relatively primitive embryological characteristics, and some relatively evolutionary embryological characteristics, such as orthotropous ovule and 3-cell type pollen grains, coexist in common buckwheat. This study not only accumulated the morphological data of the distylous flower reproductive development in common buckwheat, but also provided embryological evidence for understanding the genetic relationships among the species of Caryophyllales.

Key words: *Fagopyrum esculentum*, pin flower, thrum flower, mega-and microsporogenesis, female and male gametophytes

甜荞（*Fagopyrum esculentum*）属石竹目（Caryophyllales）蓼科（Polygonaceae）荞麦属(*Fagopyrum* Mill)的 3 个栽培种之一（唐宇等，2019），是兼食、药、观赏和土壤修复等多用途于一体的经济植物，其籽粒蛋白质、纤维素及微量元素的含量普遍高于水稻、小麦和玉米，且富含芦丁、槲皮素、山奈酚等黄酮类化合物，具有很高的营养价值和保健功效，作为一种可供功能食品开发的作物，近年备受关注和重视（Joshi et al., 2019；张娇等，2020；章洁琼，2020；Huda et al., 2021）。然而，甜荞作为典型的异型花柱植物，自然群体中短花柱长雄蕊（thrum）型和长花柱短雄蕊（pin）型花植株按 1:1 分离，仅异型花间等高的柱头和花药间互相授粉才能正常结实（图版 I），产量低，杂交育种因难，极大地限制了这一重要作物的推广应用。另一方面，籽粒作为甜荞主要产品器官，其产量高低和品质与甜荞生殖发育密切相关。因此，弄清甜荞生殖发育的规律，对指导甜荞人工去雄、杂交育种和提升甜荞品质等有重要的科学意义和实际应用价值。在甜荞生殖发育的研究方面，前人主要从外源激素对花芽分化的调控（金晓蕾等，2019），果皮开裂类型及其对籽粒早期萌发性状的影响（李鹏等，2020），甜荞等花柱资源与栽培品种杂交结实规律（陈稳良等，2020），甜荞雌、雄蕊及花被片发育调控的分子机制（Li et al., 2017；Liu et al., 2019；张良波等，2021）等方面做了深入的研究。在甜荞二型花柱异形分化的研究方面，前人主要围绕异型自交不亲和的遗传、基因组学、育种应用和二型花柱发育调控的分子机制的展开（Barrett, 2019；Matsui & Yasui, 2020），而有关甜荞二型花发育的形态细胞学研究的资料甚少。

本文通过观察比较甜荞 pin 型与 thrum 型花雌蕊和雄蕊发育的形态细胞学过程，在系统分析 2 种花大、小孢子发生和雌、雄配子体发育异同的基础上，完善目前甜荞二型花生殖发育的形态细胞学资料的同时，为理解荞麦属植物间的进化和花型演变，乃至石竹目植物间亲缘关系的演化提供胚胎学证明。





A：thrum 型花（短花柱长雄蕊）；**B**：pin 型花（长花柱短雄蕊）。

A：thrum flower with short pistil and long stamen；**B**：pin flower with long pistil and short stamen.

图版 I　甜荞 2 种花型图

Plate I Flower types of *Fagopyrum esculentum*

1. 材料与方法

1. 1 实验材料

2019 年 9 月初，挑选颗粒饱满的甜荞品种‘北早生’籽粒播种于长江大学作物遗传育种研究基地的塑胶花盆（21 cm×14 cm×20 cm），常规肥水管理。待花序开始分化和发育时，取不同叶龄植株上发育分化最快的花序，立即使用 FAA 固定液[*V*（甲醛）：*V*（冰乙酸）：*V*（70%乙醇）=1:1:18]固定，4 ℃冰箱保存备用。

1. 2 实验方法

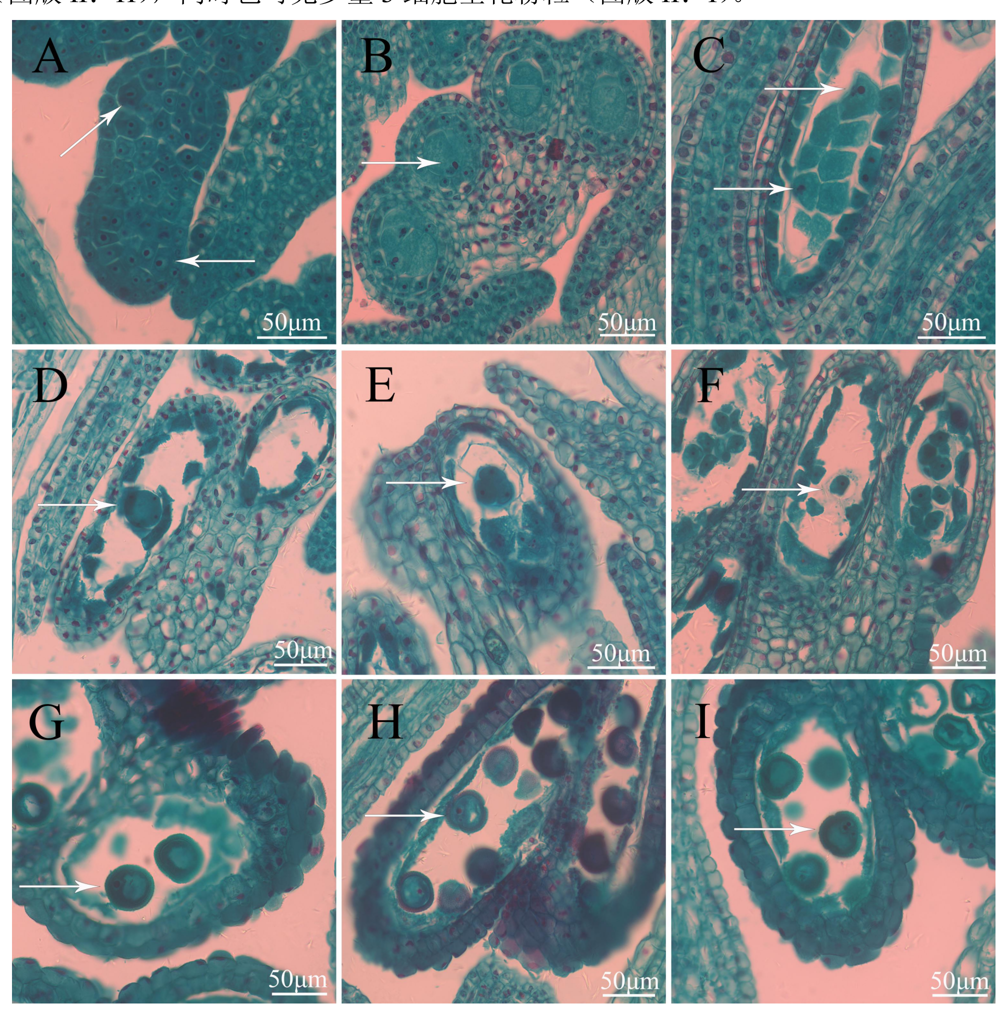
甜荞‘北早生’多数植株的主茎上第 3 片真叶开始发育时可观察到明显的花序分化，且多数植株主茎上第 4 片真叶叶腋花序上的花最先开放。因此，取材从植株主茎上出现第 3 片真叶时开始，随机选取 120 个植株挂牌标记，同时从中随机选取 20 株挂牌植株摘除顶端花序，使用 FAA 固定液固定，做好标记，以便植株开花后确定样本的花型。余下 100 株挂牌标记植株则从主茎第 4 片真叶发育开始，主茎上每增加 1 片真叶，随机选取 20 株挂牌植株摘取第 4 片真叶叶腋的花序并用 FAA 固定液固定，直至第 4 片真叶叶腋花序中的第 1 朵花开放。同时做好标记，待所有挂牌标记植株开花后确定样本的花型。分别筛选 pin 型花和 thrum 型花不同叶龄植株各发育时期典型的花序样本，每个时期随机选取 3 个花序，投入一个新的盛有新鲜 FAA 固定液的小瓶混样，脱水前再次抽气后 50%乙醇润洗三次，后依次经 70%、85%、95%、100%乙醇梯度脱水，每级 2 h；经 1/2 乙醇＋1/2 二甲苯、100%二甲苯透明，每级 2 h；浸蜡时先将透明后的材料转入纯二甲苯石蜡饱和溶液，在 38 ℃恒温箱中放置 15 h，后转入纯的液体石蜡，68 ℃恒温箱中放置 12 h，每隔 4 h 换 1 次纯蜡。后经包埋成型，用 Leica RM2235 石蜡切片机连续切片，切片厚度 8 μm（李正理，1996）。用 1%番红-0.1%固绿对染。加拿大中性树胶封片后在 Caikon RCK-40C 显微镜下观察细胞结构并拍照。

2. 结果与分析

2. 1 甜荞 pin 型花的小孢子发生与雄配子体的发育

甜荞 pin 型花植株的花序随主茎上第 3 片真叶开始发育时分化，此时可见花序部分花芽中近矩形的花药，花药的角隅可见细胞核明显的小孢子孢原细胞，有的角隅小孢子孢原细胞经平周分裂产生紧贴表皮的周缘细胞和靠内的造孢细胞（图版 II：A）。当主茎上第 4 片真

叶开始发育时，其叶腋花序上部分花芽药室内可观察到小孢子母细胞，此时花药 4 室，呈蝶形，周缘细胞经平周分裂形成药室内壁、中层和多核绒毡层（图版 II：B）；部分花芽药室内的小孢子母细胞细胞间出现间隙并开始减数分裂，多核绒毡层细胞间隙明显（图版 II：C）；而发育较快的花芽药室中小孢子母细胞通过减数分裂形成多核后再形成正四面体型四分体（图版 II：D，E）。待主茎第 5 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽药室中小孢子四分体开始解体为单核小孢子，不同药室的小孢子发育存在不同步现象，此时中层消失，多核绒毡层进一步解体，部分绒毡层细胞与药室内壁产生明显间隙（图版 II：F）。当主茎第 6 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽药室中可观察单核小孢子体积增大、细胞壁增厚、中央大液泡明显，核从中间移向一侧，发育为单核靠边期小孢子，此时多核绒毡层于药室内壁旁溶解并可见一些残迹，表皮细胞颜色加深（图版 II：G）。当主茎上第 7 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽花粉囊中形成 2 细胞型花粉粒（图版 II：H），同时也可见少量 3 细胞型花粉粒（图版 II：I）。



A.小孢子孢原细胞，周缘细胞与小孢子造孢细胞；**B**.小孢子母细胞；**C**.小孢子母细胞开始减数分裂；**D**.小孢子母细胞减数分裂末期II；**E**.四面体型小孢子四分体；**F**.小孢子四分体解体产生单核小孢子；**G**.单核靠边期小孢子；**H**.2 细胞型花粉粒；**I**.3 细胞型花粉粒。

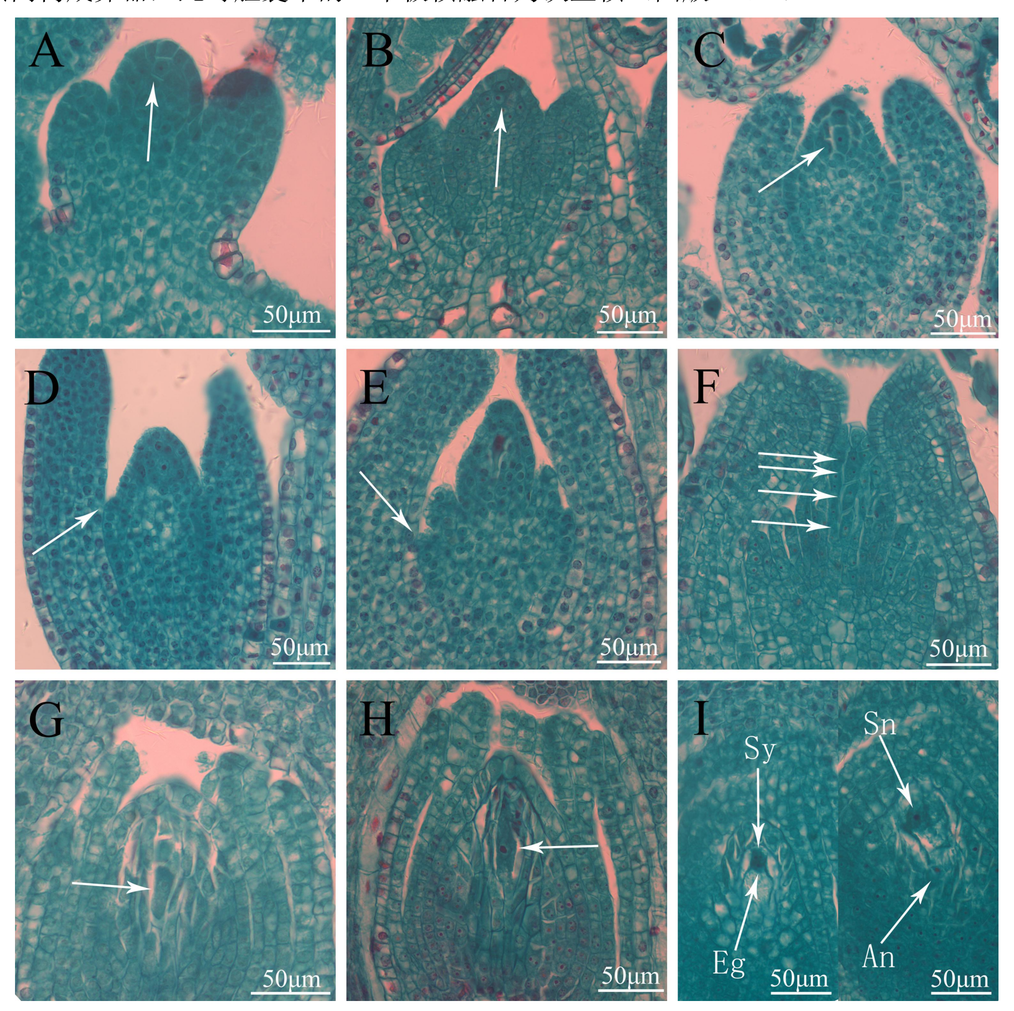
A. The sporogonium of microspore, the parietal cell and sporogenous cell; **B**. The microspore mother cell; **C**. The microspore mother cell began to meiosis; **D**. A telophase II of microspore mother cell meiosis; **E**. Tetrahedral microspore tetrads; **F**. The microspores releasing from the tetrads; **G**. Monokaryotic microspore with the nucleus located aside; **H**. 2-celled pollen grains; **I**. 3-celled pollen grains.

图版 II　甜荞 pin 型花的小孢子发生和雄配子体的发育

Plate II Microsporogenesis and development of male gametophytes on pin flower of common buckwheat

2. 2 甜荞 pin 型花的大孢子发生与雌配子体的发育

当甜荞 pin 型花植株主茎上第 4 片真叶开始发育时，可见其叶腋花序上部分花芽珠心表皮下分化出一个细胞核明显、细胞体积较大的大孢子孢原细胞（图版 III：A）；部分花芽珠心中的大孢子孢原细胞进行平周分裂产生一个周缘细胞和一个造孢细胞（图版 III：B）；而发育较快的花芽大孢子造孢细胞逐渐变大，发育为大孢子母细胞（图版 III：C，D）。待主茎第 5 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽中大孢子母细胞开始减数分裂，此时外珠被开始发育（图版 III：E）。当主茎第 6 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽中可观察到大孢子母细胞已完成减数分裂形成直线排列的四分体（图版 III：F）；发育较快的花芽中的大孢子四分体远离合点端的 3 个大孢子开始逐渐退化，合点端大孢子发育为功能大孢子，此时外珠被延伸至直生胚珠的顶端（图版 III：G）。当主茎上第 7 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽可见体积较大、细胞质浓厚的单核胚囊，内珠被开始在直生胚珠的顶端靠拢形成珠孔（图版 III：H）。而发育较快的花芽中可见成熟的蓼型胚囊，珠孔端的 3 个细胞呈品字形，靠近珠孔端的 2 个助细胞和靠近合点端的 1 个卵细胞共同构成卵器，此时胚囊中的 2 个极核融合为次生核（图版 III：I）。



A.大孢子孢原细胞；**B**.周缘细胞与大孢子造孢细胞；**C**.大孢子造孢细胞；**D**.大孢子母细胞,内珠被开始发育；**E**.外珠被开始发育；**F**.线形排列的大孢子四分体；**G**.功能大孢子；**H**.单核胚囊；**I**.成熟胚囊。**An**.反足细胞；**Eg**.卵细胞；**Sn**.次生核；**Sy**.助细胞。

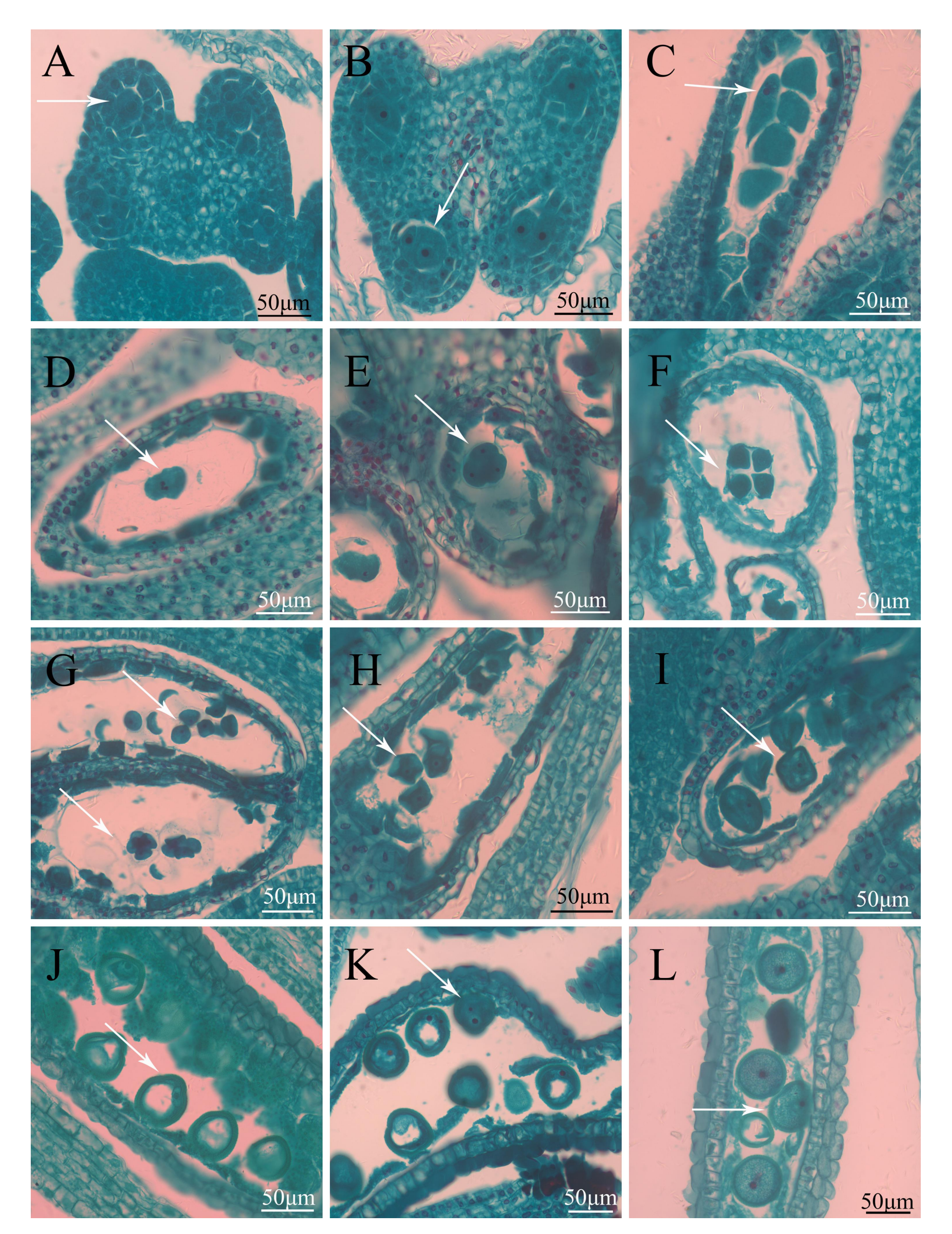
A. Archesporium of female gametophyte; **B**. The parietal cell and sporogenous cell; **C**. The sporogenous cell of megaspore; **D**. Megaspore mother cell, emersion of inner integument; **E**. Emersion of outer integument; **F**. Linear tetrad of megaspores; **G**. The chalazal megaspore was functional; **H**. Uninucleate embryo sac; **I**. A mature embryo sac. **An**. Antipodal; **Eg**. Egg cell; **Sn**. Secondary nucleus; **Sy**. Synergid.

图版 III　甜荞 pin 型花的大孢子发生和雌配子体的发育

Plate III Megasporogenesis and development of female gametophytes on pin flower of common buckwheat

2.3 甜荞 thrum 型花的小孢子发生与雄配子体的发育

甜荞 thrum 型花植株的花序也随主茎上第 3 片真叶开始发育时分化，此时花序部分花芽中出现蝶形的花药，花药角隅可见体积较大的小孢子造孢细胞，造孢细胞周围的周缘细胞平周分裂进度不一致（图版 IV：A)；发育较快的花芽花粉囊中可观察到明显的小孢子母细胞（图版 IV：B)。当主茎第 4 片真叶开始发育时，可见其叶腋花序上部分花芽药室内的小孢子母细胞开始减数分裂分裂形成四面体型四分体，稀十字交叉型小孢子四分体（图版 IV：C-F）；发育较快的花芽药室中部分小孢子四分体开始解体（图版 IV：G）。当主茎上第 5 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽花粉囊中可观察到许多形状不规则的单核小孢子（图版 IV：H）；随后单核小孢子体积增大，形状变圆并产生显著的壁（图版 IV：I）。当主茎第 6 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽小孢子处在单核靠边期（图版 IV：J）；发育较快的花芽药室中可观察到 2 细胞型花粉粒（图版 IV：K）。当主茎第 7 片真叶发育时，发育较快的花芽中可见以 2 细胞型花粉粒为主的成熟花粉（图版 IV：L）。



A.小孢子造孢细胞；**B**.小孢子母细胞；**C**.小孢子母细胞开始减数分裂；**D**.小孢子母细胞减数第 1 次分裂；**E**.四面体型小孢子四分体；**F**. 十字交叉型小孢子四分体；**G**.小孢子四分体解体产生小孢子；**H**.单核不规则小孢子；**I**.单核小孢子壁加厚；**J**.单核靠边期小孢子；**K**.2 细胞型花粉粒；**L**.成熟 2 细胞型花粉粒。

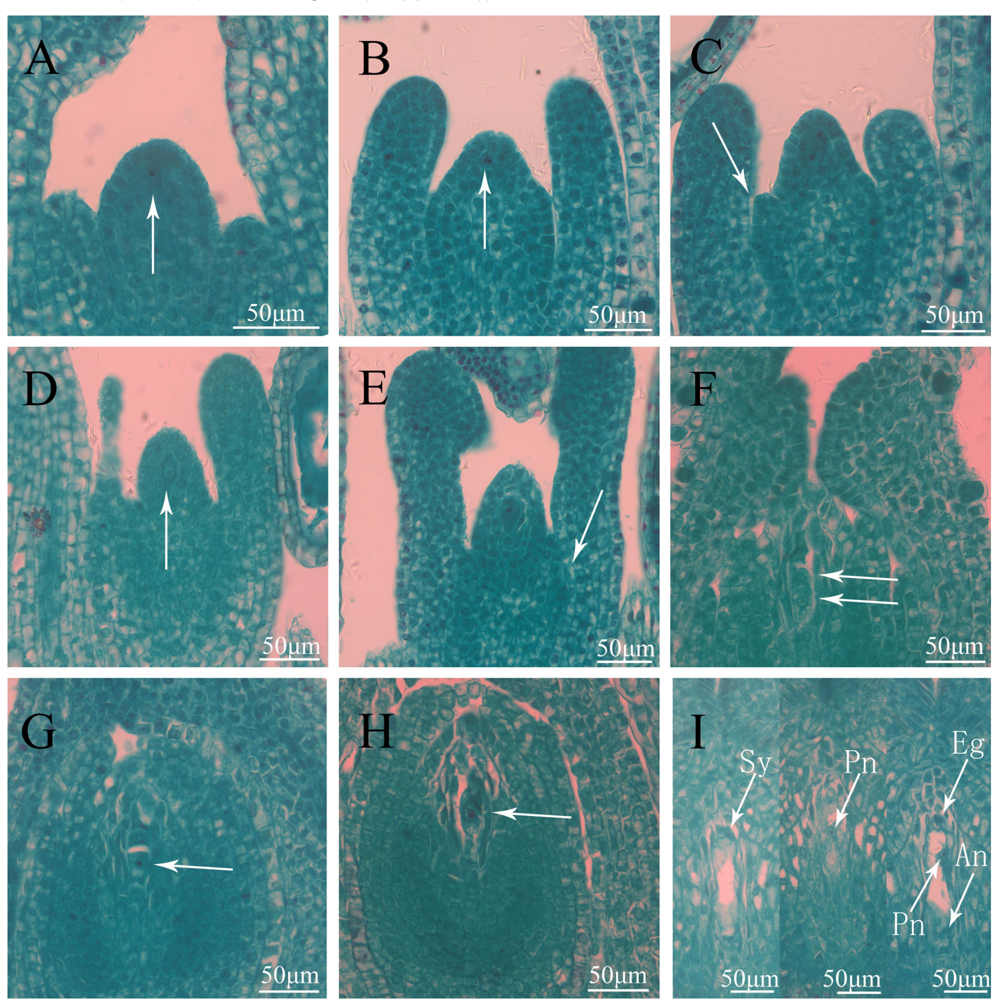
A. The sporogenous cell of microspore; **B**. The microspore mother cell; **C**. The microspore mother cell began to meiosis; **D**. Meiosis I of microspore mother cell; **E**. Tetrahedral microspore tetrads; **F**. Decussate microspore tetrads; **G**. Microspore releasing from the tetrads; **H**. The irregularly shaped mononuclear microspore; **I**. Thickened wall of the monokaryotic microspore; **J**. Monokaryotic microspore with the nucleus located aside; **K**. 2-celled pollen grains; **L**. Mature 2-celled pollen grains.

图版 IV　甜荞 thrum 型花的小孢子发生和雄配子体的发育

Plate IV Microsporogenesis and development of male gametophytes on thrum flower of common buckwheat

2.4 甜荞 thrum 型花的大孢子发生与雌配子体的发育

当甜荞 thrum 型花植株主茎第 3 片真叶开始发育时，可见花序部分花芽胚囊珠心中出现一个细胞核明显、相对体积较大的孢原细胞（图版 V：A）。当主茎第 4 片真叶开始发育时，可见其叶腋花序上部分花芽大孢子孢原细胞开始平周分裂（图版 V：B）；部分花芽大孢子孢原细胞平周分裂产生一个周缘细胞和一个造孢细胞，随着造孢细胞体积增大，内珠被开始发育（图版 V：C）；部分花芽大孢子造孢细胞发育为大孢子母细胞（图版 V：D）。当主茎上第 5 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽大孢子母细胞仍在减数分裂，外珠被开始发育（图版 V：E）。当主茎第 6 片真叶开始发育时，第 4 片真叶叶腋花序上的部分花芽大孢子母细胞完成减数分裂形成线形四分体（图版 V：F）；部分花芽近珠孔端 3 个大孢子先后退化，合点端的大孢子发育为功能性大孢子（图版 V：G）；发育较快的花芽近珠孔端的 3 个大孢子退化消失，合点端的功能性大孢子体积增大，细胞核变大，发育为单核胚囊（图版 V：H）。当主茎第 7 片真叶发育时，发育较快的花芽中单核胚囊进行 3 次有丝分裂形成 8 核 7 细胞的成熟蓼型胚囊（图版 V：I）。



A.大孢子孢原细胞；**B**.大孢子孢原细胞平周分裂；**C**.大孢子造孢细胞，内珠被开始发育；**D**.大孢子母细胞；**E**.大孢子母细胞减数分裂，外珠被开始发育；**F**.线形排列的大孢子四分体；**G**.功能大孢子；**H**.单核胚囊；**I**.成熟胚囊。**An**.反足细胞；**Eg**.卵细胞；**Pn**.极核；**Sy**.助细胞。

A. Archesporium of female gametophyte; **B**. The archesporial cell periclinal division; **C**. The sporogenous cell of megaspore， emersion of inner integument; **D**. Megaspore mother cell; **E**. Meiosis of megaspore mother cell, appearance of outer integument; **F**. Linear tetrad of megaspores; **G**. A functional megaspore; **H**. Uninucleate embryo sac; **I**. The mature embryo sac. **An**. Antipodal; **Eg**. Egg cell; **Pn**. Polar nuclei; **Sy**. Synergid.

图版 V　甜荞 thrum 型花的大孢子发生和雌配子体的发育
Plate V Megasporogenesis and development of female gametophytes on thrum flower of common buckwheat

2.5 甜荞 pin 型花与 thrum 型花雌、雄蕊发育的比较

甜荞两种类型花的雌、雄蕊发育的基本胚胎学特征进程有一定的差异。与 pin 型花相比，thrum 型花小孢子发育相对较慢，雄配子体发育较快，但 2 种花开花时，其雌、雄蕊均发育成熟。具体相关性见表 1。

表 1　pin 型花与 thrum 型花雌、雄蕊发育的对应关系
Table 1 Relationship between pistil and stamen development of type Pin and type Thrum flowers

雌蕊发育 Pistil development	pin 型花雄蕊发育 Stamen development of pin flower	thrum 型花雄蕊发育 Stamen development of thrum flower
大孢子孢原细胞 Macrospore archosporial cell	小孢子母细胞 Microspore mother cell	小孢子母细胞 Microspore mother cell
大孢子造孢细胞 Megaspore sporogenous cell	小孢子四分体 Microspore tetrad	小孢子母细胞减数分裂 Meiosis of microspore mother cell
大孢子母细胞 Megaspore mother cell	小孢子四分体 Microspore tetrad	小孢子四分体 Microspore tetrad
大孢子母细胞减数分裂 Meiosis of megaspore mother cell	小孢子四分体解体 Microspores releasing from the tetrads	单核不规则小孢子 Irregularly shaped mononuclear microspore
大孢子四分体 Megaspore tetrad	单核靠边期小孢子 Monokaryotic microspore with the nucleus located aside	单核靠边期小孢子 Monokaryotic microspore with the nucleus located aside
功能性大孢子 Functional megaspore	单核靠边期小孢子 Monokaryotic microspore with the nucleus located aside	2 细胞型花粉 Two-celled pollens
单核胚囊 Uninucleate embryo sac	2 细胞型花粉 Two-celled pollens	2 细胞型花粉 Two-celled pollens
成熟胚囊 Mature embryo sac	成熟花粉粒 Mature pollen grains	成熟花粉粒 Mature pollen grains

3. 结论与讨论

与 pin 型花相比，thrum 型花小孢子发育相对较慢，雄配子体发育较快，其原因可能是 thrum 型花具有更长的花丝，小孢子发育时雄蕊花丝的伸长需要消耗更多的营养，从而导致 thrum 型花的小孢子发育较慢。但是 pin 型和 thrum 型花雄蕊花药在小孢子四分体时期，2 种花的雌蕊胚珠中均出现了大孢子母细胞，此时雌蕊的花柱开始发育；而与 thrum 型花相比，pin 型花具有更长的花柱，同样需要消耗更多的营养，可能导致 pin 型花的雄配子体发育相对较慢。与 pin 型花相比，thrum 型花的花粉粒稍大，与张玉霞和陈庆富（2002）的研究结果一致。张大爱等（2015）通过研究甜荞结实性及授精过程，发现 pin 型花较 thrum 型花更容易授粉结实，孙淑范等（2021）发现二型花柱植物连翘（*Forsythia suspensa*）也表现为长

花柱的更易授粉结实。我们通过形态细胞学分析发现，pin 型花在开花前，成熟胚囊中的极核已融合为次生核，能更好地为双受精做准备，为 pin 型花较 thrum 型花更容易授粉结果提供了更直观的形态细胞学证据。

二型花柱异花传粉的甜荞与同型花柱自花传粉的苦荞（*Fagopyrum tataricum*）主要胚胎学特征有较高的相似性，与苦荞相比，甜荞 thrum 型花小孢子四分体多为四面体型，偶见十字交叉型；pin 和 thrum 型花成熟花粉粒多为 2 细胞型，也有少量 3 细胞型成熟花粉，与苦荞小孢子四分体仅为四面体型，成熟花粉粒仅为 2 细胞型有明显区别（吴凯等，2017）。在石竹目其他植物中，目前仅发现苋科（Amaranthaceae）植物甜菜（*Beta vulgaris*）、白花丹科（Plumbaginaceae）补血草属（*Limonium* Mill）中的几种植物成熟花粉为 3 细胞型（申家恒等，1986；李伟等，2006；周玲玲等，2007；孔冬瑞等，2008）；而花药中同时存在四面体型小孢子四分体和十字交叉型小孢子四分体的现象在核心石竹目苋科植物华北驼绒藜(*Ceratoides arborescens*)中也有发现（卢立娜等，2008）。说明甜荞与苋科、白花丹科植物有较近的亲缘关系。

甜荞花药 4 室、双珠被、厚珠心、合点端的大孢子为功能大孢子和胚囊为蓼型等是相对原始的性状（王伏雄，1980）。但是与石竹目植物常见的倒生胚珠不同，甜荞胚珠的着生方式为相对进化的直生型，而白花丹科植物为拳卷型（胡适宜，2005；李伟等，2006；周玲玲等，2007；孔冬瑞等，2008），说明蓼科与白花丹科同为非核心石竹目，我们的研究结果和分子系统学的分类结果有很好的印证（APG, 2016）。在目前报道的石竹目其他科植物中，也有少数胚胎学特征相对原始，出现一些衍生性状的情况。如核心石竹目商陆科（Phytolaccaceae）植物美洲商陆(*Phytolacca Americana*)和商陆(*Phytolacca acinosa*)都具有花药 4 室、倒生胚珠、双珠被、厚珠心、合点端的大孢子为功能大孢子和蓼型胚囊等典型的原始胚胎学特征，但其大孢子减数分裂只形成 3 个大孢子，是典型的三分体(辛洪婵等，2000；李祖任等，2015)；另一非核心石竹目植物柽柳（*Tamarix chinensis*)具双珠被、厚珠心、倒生胚珠等原始特征的同时，其还具胚珠多数、贝母型胚囊等衍生性状（王仲礼等，2005）。

从甜荞 pin 型花与 thrum 型花大、小孢子发生和雌、雄配子体发育过程来看，两者有较大的相似性，但也存在一定的差别。从两者雌、雄蕊的发育进度来看，与 pin 型花相比，thrum 型花小孢子发育相对较慢，雄配子体发育较快；thrum 型花花粉囊中偶见十字交叉型小孢子四分体，但 pin 型花中全为四面体型小孢子四分体。综合分析甜荞和其他石竹目植物胚胎学特征发现，石竹目植物的胚胎学特征多表现相对原始的特征，但也存在 3 细胞型花粉、直生和拳卷型胚珠、大孢子三分体和贝母型胚囊等衍生性状，体现了石竹目植物在演化上的复杂性。

参考文献：

ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, CHASE MW, CHRISTENHUSZ MJM, et al.，2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV[J]. Bot J Linn Soc, 181(1): 1-20.

BARRETT SCH, 2019. ' A most complex marriage arrangement ': recent advances on heterostyly and unresolved questions[J]. New Phytol, 224(3): 1051-1067.

CHEN WL, LI XL, SHI XH, et al.， 2020. A preliminary study on the hybridization of common buckwheat isostyle resources and cultivated buckwheat[J]. J Plant Genet Resour, 21(4): 1030-1035. [陈稳良，李秀莲，史兴海，等，2020. 甜荞等花柱资源与栽培甜荞杂交初步研究[J]. 植物遗传资源学报，21(4)：1030-1035.]

HU SY, 2005. Reproductive biology of angiosperms[M]. Beijing: Higher Education Press: 94. [胡适宜，2005. 被子植物生殖生物学[M]. 北京：高等教育出版社：94.]

HUDA MN, LU S, JAHAN T, et al., 2021. Treasure from garden: Bioactive compounds of buckwheat[J]. Food Chem, DOI: https: //doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.127653.

JIN XL, LIU JH, LUO ZW, et al., 2019. Effects of PP_{333} and 6-BA on the bud differentiation and endogenous hormones of common buckwheat[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39(11): 1988-1997. [金晓蕾，刘景辉，罗中旺，等，2019. 叶面喷施 PP_{333} 和 6-BA 对甜荞花芽分化及内源激素的影响[J]. 西北植物学报，39(11)：1988-1997.]

JOSHI DC, CHAUDHARI GV, SOOD S, et al., 2019. Revisiting the versatile buckwheat: reinvigorating genetic gains through integrated breeding and genomics approach[J]. Planta, 250(3): 783-801.

KONG DR, WANG ZL, LIU LD, et al., 2008. Megasporogenesis, microsporogenesis and development of the female and male gemetophyte of *Limonium frantii*[J]. J Chin Electron Microsc Soc, 27(3): 223-228. [孔冬瑞，王仲礼，刘林德，等，2008. 紫花补血草的大小孢子发生及雌雄配子体发育[J]. 电子显微学报，27(3)：223-228.]

LI LY, FANG ZW, LI XF, et al., 2017. Isolation and characterization of the C-class MADS-box gene from the distylous pseudo-cereal *Fagopyrum esculentum*[J]. J Plant Biol, 60(2): 189-198.

LI P, CHEN QJ, SHI TX, et al., 2020. Cracking types of common buckwheat pericarp and its effect on early germination traits[J]. Guihaia, 40(7): 954-962. [李鹏，陈其皎，石桃雄，等，2020. 甜荞果皮开裂类型及其对籽粒早期萌发性状的影响[J]. 广西植物，40(7)：954-962.]

LI W, ZHOU LL, LIU P, 2006. Megasporogenesis, microsporogenesis and developments of male and female gametophytes in *Limonium otolepis*[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 26(7): 1355-1362. [李伟，周玲玲，刘萍，2006. 耳叶补血草大、小孢子发生与雌、雄配子体的发育[J]. 西北植物学报，26(7)：1355-1362.]

LI ZL, 1996. Plant tissue sectioning technology[M]. Beijing: Peking University Press: 129-137. [李正理，1996. 植物组织制片学[M]. 北京：北京大学出版社：129-137.]

LI ZR, YAN SL, LIAO HM, et al., 2015. The megasporogenesis and microsporogensis of invasive weeds *Phytolacca americana* and formation of its male and female gametophyte[J]. Acta Agr Boreal-Sin, 30(S1): 81-86. [李祖任，晏升禄，廖海民，等，2015. 入侵杂草美洲商陆大小孢子的形成和雌雄配子体的发育[J]. 华北农学报，30(S1)：81-86.]

LIU ZX, FEI Y, ZHANG KB, et al., 2019. Ectopic expression of a *Fagopyrum esculentum APETALA1* ortholog only rescues sepal development in arabidopsis *ap1* mutant[J]. Int J Mol Sci, 20(8): 2021.

LU LN, HE X, YI J, et al., 2008. Megasporogenesis, microsporogenesis and development of male and female gametophytes in *Ceratoides arborescens*[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 28(7): 1319-1325. [卢立娜，贺晓，易津，等，2008. 华北驼绒藜大小孢子的发生及雌雄配子体发育过程的解剖学研究[J]. 西北植物学报，28(7)：1319-1325.]

MATSUI K, YASUI Y, 2020. Buckwheat heteromorphic self-incompatibility: genetics, genomics and application to breeding[J]. Breed Sci, 70(1): 32-38.

SHEN JH, LI HR, YIN H, 1986. Megasporogenesis and microsporogenesis and the development of their female and male gametophyte in *sugar beet*[J]. Acta Agron Sin, 12(3): 205-211+217-219. [申家恒，李慧蓉，殷华，1986. 甜菜大、小孢子发生与雌、雄配子体发育[J]. 作物学报，12(3)：205-211+217-219.]

SUN SF, LI JX, SUN XL, et al., 2021. Study on characteristics of breeding system in distylous

Forsythia suspensa[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 41(2): 317-322. [孙淑范，李佳欣，孙霞玲，等，2021. 连翘花柱二型的繁育系统特征研究[J]. 西北植物学报，41(2)：317-322.]

TANG Y, SHAO JR, ZHOU ML, 2019. A taxonomic revision of *Fagopyrum* Mill from China[J]. J Plant Genet Resour, 20(3): 646-653. [唐宇，邵继荣，周美亮，2019. 中国荞麦属植物分类学的修订[J]. 植物遗传资源学报，20(3)：646-653.]

WANG FX, 1980. New progress on plant embryology[J]. Plants, 7(2): 30-31. [王伏雄，1980. 植物胚胎学研究的新进展(续)[J]. 植物杂志，7(2)：30-31.]

WANG ZL, LIU LD, FANG YM, 2005. Observations on megasporogenesis, microsporogenesis and development of female and male gametophytes of *Tamarix chinensis (Tamaricaceace)*[J]. Bull Bot Res, 25(2): 144-150. [王仲礼，刘林德，方炎明，2005. 柽柳大、小孢子发生和雌、雄配子体发育的观察[J]. 植物研究，25(2)：144-150.]

WU K, ZUO ZJ, XIA SY, et al.， 2017. Observation of mega-and microsporogenesis and development of male and female gametophytes in *Fagopyrum tataricum*[J]. J Yangtze Univ(Nat Sci Ed), 14(10): 34-37+78. [吴凯，左振君，夏胜应，等，2017. 九江苦荞大小孢子发生与雌雄配子体发育观察[J]. 长江大学学报(自科版)，14(10)：34-37+78.]

XIN HC, TAO SR, CHAO YF, et al.， 2000. The megasporogenesis and microsporogenesis of *Phytolacca acinosa* Roxb. and formation of its male and female gametophytes[J]. J Huazhong Agr Univ, 19(2): 179-181+183-184. [辛洪婵，陶世蓉，曹玉芳，等，2000. 商陆大小孢子的发生和雌雄配子体的形成[J]. 华中农业大学学报，19(2)：179-181+183-184.]

ZHANG DA, DU Y, QIAN YP, et al.， 2015. Fecundity of common buckwheat and dynamic growth of pollen tube in pollination and fertilization[J]. J Northwest A & F Univ(Nat Sci Ed), 43(8): 103-108. [张大爱，杜莹，钱一萍，等，2015. 甜荞结实性及授粉受精过程中花粉管的生长动态[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，43(8)：103-108.]

ZHANG J, WANG X, ZHANG LB, et al.， 2020. Expression analysis of the *FaesAP2B* in mutant buckwheat with long pistil and long stamen[J]. Bull Bot Res, 40(2): 266-273. [张娇，王旋，张良波，等，2020. *FaesAP2B* 基因在甜荞长雌蕊长雄蕊突变体 *1p1s* 的表达分析[J]. 植物研究，40(2)：266-273.]

ZHANG JQ, ZOU J, LU Y, et al.，2020. Analysis and evaluation of main functional components of different buckwheat varieties[J]. Seed, 39(2): 107-112+117. [章洁琼，邹军，卢扬，等，2020. 不同荞麦品种主要功能成分分析及评价[J]. 种子，39(2)：107-112+117.]

ZHANG LB, WANG X, QIAN CX, et al.，2021. Cloning and expression analysis of *FeFUL2* gene from buckwheat (*Fagopyrum esculentum*)[J]. Guihaia, 41(4): 591-597. [张良波，王旋，钱成旭，等，2021. 甜荞 *FeFUL2* 基因的克隆与表达分析[J]. 广西植物，41(4)：591-597.]

ZHANG YX, CHEN QF, 2002. Study on pollen morphology of six kinds of buckwheat flowers by means of electric microscope[J]. Guihaia, 22(3): 232-236. [张玉霞，陈庆富，2002. 六个不同类型荞麦花花粉粒形态的电镜观察比较研究[J]. 广西植物，22(3)：232-236.]

ZHOU LL, LI W, LIU P, 2007. Megasporogenesis, microsporogenesis and the development of the female and male gametophytes of *Limonium gmelinii*[J]. Bull Bot Res, 27(4): 402-407. [周玲玲，李伟，刘萍，2007. 大叶补血草的大、小孢子发生与雌、雄配子体的发育[J]. 植物研究，27(4)：402-407.]